Beobachtungen über das Dickenwachsthum der Coniferen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

von der philosophischen Facultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin genehmigt, und nebst den beigefügten Thesen öffentlich zu vertheidigen

am 9. October 1890

von

Karl Mischke
aus Schlesien.

Opponenten:

Dr. phil. F. Simon,
Cand. phil. A. Pfeiffer,
Cand. phil. G. Kuntze.

Kassel,
Druck von Gebrüder Gotthelft.
1890.

Separat-Abdruck
aus Bot. Centralblatt 1890
Bd. XLIV.

I.

Das Dickenwachsthum der Bäume geht von einem zwischen Holz und Rinde gelegenen dünnwandigen Gewebe, dem Cambium, aus. Das Cambium bildet einen den Holzkörper umgebenden und von Phloëm eingeschlossenen Cylindermantel und setzt sich aus langgestreckten zarten Zellen zusammen, deren Querschnitte rechteckige Formen zeigen. Wir werden uns also vor der Hand die Cambiumzellen in prismatischer Form — mit der grössten Ausdehnung in der Vertikalen — vorzustellen haben; das Genauere über ihre Form und ihre Begrenzung soll uns späterhin beschäftigen.

Die günstigsten Objecte für Untersuchungen über Dickenwachsthum und Jahrringbildung geben die Coniferen. Es ist nicht allein die Einfachheit der Elemente und die daraus folgende ungestörte radiale Anordnung derselben, welche ihre Brauchbarkeit für solche Zwecke bedingt, sondern auch die technische Möglichkeit, leicht zusammenhängende Stammstücke zu bekommen. Ich habe mich daher bei den nachfolgenden Untersuchungen auf die Coniferen beschränkt und vor Allem das klassische Object für derartige Zweke, unsere gemeine Kiefer, *Pinus silvestris*, in's Auge gefasst. Andere Nadelhölzer wurden hier und da zur Vergleichung herangezogen.

Wir wissen seit Sanio*), dass für jede der Radialreihen, die sich bekanntlich vom Xylem durch das Cambium hindurch in die Rinde fortsetzen, nur eine Cambium-Initiale oder Mutterzelle vorhanden ist, durch deren fortgesetzte Theilung der Zuwachs erfolgt. Diese Initiale ist demnach als die eigentliche Cambiumzelle anzusehen, und wenn sie sich auch nur in den seltensten Fällen von den sie umgebenden Zellen — jungen Phloëm- und Xylemelementen — unterscheiden lässt, so haben wir doch in der Vorstellung den Cylindermantel, den das Cambium bildet, als ein nur einschichtiges Gewebe aufzufassen, gebildet von den einzelnen Initialen.

Durch tangentiale**) Theilungen dieser Cambiumzellen vermehren sich die Zellen der Radialreihen und es entstehen neue

---

*) Sanio, Anatomie der gemeinen Kiefer. (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. IX.)

**) Ich nenne hier im Anschluss an die ältere Litteratur eine Theilung „tangential", wenn die Theilwand tangential verläuft. Da die Theilung eine radiale Richtung hat, d. h. die sich trennenden Zellkern- und Plasmapartien in radialer Richtung hat auseinander treten, so sollte man hier eigentlich von radialer Theilung sprechen.

Zellen, die sich nach aussen der Rinde, nach innen dem Holze angliedern.

Diese Verhältnisse grundlegend behandelt zu haben, ist das Verdienst Sanio's. Er hat uns die Kriterien kennen gelehrt, nach welchen die jüngeren Theilungswände von den älteren zu unterscheiden sind, und nach denen wir also der Reihenfolge der Vorgänge in der Cambiumregion auf die Spur kommen. Es ist vor Allem die Verschiedenheit in der Grösse des Lumens, die Dicke der Zellwände und die Beschaffenheit der Ansatzstellen derselben, worauf zu achten ist. Engeres Lumen und dünnere Scheidewände deuten auf jüngere Theilung, als schon radial gestreckte Ausdehnung und dickere Wände; diejenigen tangentialen Wände, die sich in abgerundetem Winkel an die radialen ansetzen, sind als ältere anzusprechen, denen gegenüber, welche scharf rechtwinkelig ansetzen. Durch geschickte Benutzung dieser und einiger anderer Kennzeichen hat Sanio seine schönen Erfolge erzielt und weiteren Untersuchungen die Wege gebahnt.

Das Sanio'sche Theilungsgesetz lautet folgendermassen: „Von den beiden durch tangentiale Theilung der Cambiummutterzellen entstandenen Tochterzellen verbleibt entweder die obere als Cambiummutterzelle, während die untere, sich noch einmal tangential theilend, als Zwilling zum Holze übertritt, oder es verbleibt von den beiden durch Theilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen die untere als Cambiummutterzelle, während sich die obere noch einmal theilt und als Zwilling zum Baste übertritt. Indem beide Fälle mit einander abwechseln, entstehen nach aussen Zellzwillinge für den Bast, nach innen für das Holz." Mit anderen Worten könnte man diese Regel so ausdrücken: „Die Initiale gibt nach aussen und innen Zellen ab, die sich noch einmal theilen. Die so entstehenden Xylem- und Phloëmzwillinge differenziren sich späterhin zu Tracheiden, bezw. Siebröhren und Phloëmparenchym."

Sanio selbst führt einige Ausnahmen von dieser starren Regel an. „Es geschieht nicht selten, dass sich von den beiden Tochterzellen, welche entweder zum Holze oder Baste als Zwilling übertreten, eine noch einmal theilt; beim Holze ist es stets die äussere, beim Baste dagegen ist es meist die innere" — d. h. die der Cambium-Initiale näherliegenden Zellen behalten ihre Theilungsfähigkeit länger als die entfernteren. „Endlich ist es nicht zweifelhaft, dass sich die zum Holze oder Baste übergehende Tochterzelle zweimal in vier Tochterzellen theilen kann." Wie sich aus der darauffolgenden Auseinandersetzung ergibt, ist der Sinn dieser Ausdrucksweise der, dass durch zweimalige Theilung der abgeschiedenen Holz- oder Phloëmzellen vier Tochterzellen entstehen. Für alle diese Erweiterungen des Grundgesetzes der Theilung hat Sanio vereinzelte Beispiele gesehen und abgebildet. Im Anschluss an diese Beobachtungen spricht er die Vermuthung aus, dass bei sehr schwacher Entwicklung der Jahrringe die zweimalige, ja vielleicht auch die einmalige Theilung der zu Dauerzellen bestimmten

Tochterzellen des Cambiums ausbleiben mag; „doch fehlen darüber noch Erfahrungen“.

Es ergibt sich hieraus, dass Sanio einer Erweiterung seines Theilungsgesetzes nicht abgeneigt war, und er hat es wohl nur deshalb unterlassen, dieselbe auszusprechen, weil ihm nicht das geeignete Material zu Gebote stand.

Es gelang mir, Material von einer Kiefer zu bekommen, deren Jahreszuwachs sich weit über das gewöhnliche Maass erhob. Während bei den meisten Kiefern die Anzahl der Tracheiden, welche eine Radialreihe des Jahrrings im Stamm bilden, zwischen den Grenzen 18 und 24 schwankte und sich nur in einem Falle auf 40 belief, zählte die Radialreihe des Jahrringes der in Rede stehenden Kiefer mehr als 120 Tracheiden, also das Drei- bis Sechsfache. Die Beobachtung des Dickenwachsthums dieses Exemplares bot die erwünschte Gelegenheit, der Frage nach dem Theilungsgesetze näherzutreten.

Es zeigte sich, entsprechend dem intensiveren Wachsthum des Jahrringes, auch eine schnellere Aufeinanderfolge der Theilungen, sowie eine grössere Theilungsfähigkeit der einzelnen Zellen.

Betrachten wir zunächst Fig. 1, welche einen Querschnitt durch die Cambi umgegend der in Rede stehenden Kiefer am Anfange der Entwicklung (3. Mai) darstellt.

Wir haben dort zwei Radialreihen AA und BB. Die zwischen diesen Reihen sichtbaren kleinen Zelllumina, a—g auf der Xylem- und m n auf der Phloëmseite, sind als hineingewachsene Spitzen einer höher oder tiefer liegenden Reihe aufzufassen; sie deuten also auf nachträgliches Wachsthum hin und beweisen uns, dass sie sowohl wie die benachbarten Zellen der beiden Hauptreihen schon in Diffrenzirung begriffen sind. Die eigentliche Cambiumzone muss zwischen diesen Grenzen liegen. Wenn wir die Zellen der Reihe AA nach den von Sanio auf gestellten und vorher kurz erwähnten Prinzipien betrachten, so sehen wir sofort, dass die Zellwände zwischen 3 u. 4, 6 u. 7, 10 u. 11, 14 u. 15, 18 u. 19 älter sind als alle übrigen. Wir haben hier die Zellcomplexe (4—6), (7—10), (11—14), (15—18) vor uns, welche früher je eine Zelle gebildet haben. Die zwischen diesen älteren Wänden liegenden entspringen späteren Theilungen, und zwar ist sofort zu sehen, dass z. B. in dem Complex

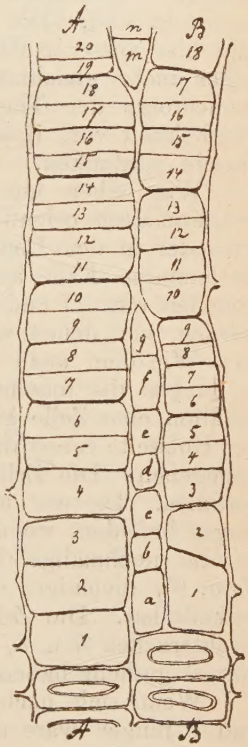

Fig. 1. *Pinus silvestris*, Exemplar mit starker Jahrringbildung. Querschnitt durch die Cambiumregion. Unten die letzten Herbsttracheiden des vorjährigen Ringes, oben junge Phloëmzellen. Vergrösserung 300.

(4—6) die Wand zwischen 4 und 5 wieder älter ist als die zwischen 5 und 6. Die ursprünglich eine Zelle (4 u. 5 u. 6) ist also zuerst in die beiden Zellen 4 und (5 u. 6) und dann die letztere weiter in 5 und 6 zerlegt worden. Ebenso ergibt sich, dass die Zelle (7 u. 8 u. 9 u. 10) zuerst in die Zellen (7 u. 8) und (9 u. 10) zerfallen ist, ehe diese sich weiter theilten. Dasselbe gilt auch von den Zellcomplexen (11 bis 14) und (15 bis 18) der Reihe A A, sowie von den entsprechenden der Reihe B B, die nach dem Vorhergehenden leicht aufzufinden sein dürften. Auch die hineinragenden Spitzen zeigen, dass (d u. e u. f u. g) früher zusammengehört haben, wenn auch hier die Verhältnisse in Folge des secundären Wachsthums mehr verwischt sind. Die Zellen A 1 bis 3 und B 1 u. 2, sowie a, b, c sind hier ausser Acht zu lassen, da ihre Wände schon zu alt und daher mehr gleichmässig sind, als dass sich mit Sicherheit eine Reihenfolge der Theilungen feststellen liesse; es liegt sogar die Möglichkeit vor, dass dieselben noch vorjährigen Theilungen ihr Dasein verdanken.

Wir haben uns schon vorher über die Lage der Initiale einigermaassen orientirt. Es ist klar, dass dieselbe in der Reihe A A entweder in dem Complexe (11—14) oder (15—18) zu suchen ist; im letzteren Falle können nur die Zellen 15 und 16 in Betracht kommen und 17 und 18 müssten schon als Phloëmglieder betrachtet werden, von denen vielleicht eine nochmalige Theilung zu erwarten ist. Wie dem auch sei, jedenfalls ist die Reihenfolge der Zelltheilungen die folgende: Die Zellen von 4 bis 18 haben in einem Stadium eine Zelle gebildet, die damalige Initiale. Diese hat auf der Holzseite zuerst die Zelle (4 u. 5 u. 6), darauf (7 u. 8 u. 9 u. 10) abgegeben. Die Zelle (4 u. 5 u. 6) ist zuerst in 4 und (5 u. 6) zerfallen. Da wir uns im Anfange der Entwicklung des Jahrringes befinden, wo das Wachsthum noch ein schwächeres war, so ist die nochmalige Theilung der Zelle 4 unterblieben, während (5 u. 6), diejenige, die der Initiale näher lag, sich noch einmal getheilt hat. Die Zelle (7 u. 8 u. 9 u. 10) hat zuerst die beiden Tochterzellen (7 u. 8) und (9 u. 10) gebildet, die sich darauf noch einmal getheilt haben.

Wenn sich nachweisen liesse, dass die Theilwand zwischen 6 und 7 jünger wäre als die zwischen 3 und 4 und die zwischen 10 und 11, so müsste man sogar annehmen, dass der ganze Complex (4—10) zuerst als eine Zelle von der Initiale gebildet worden und erst durch secundäre Theilung in die Zellen (4—6) und (7—10) u. s. w. zerfallen wäre. Indessen ist dieser Nachweis nicht zu führen, weil die Wände in Folge ihres Alters schon zu gleichmässig sind, und da wir uns im Anfange der Jahresperiode befinden, ist eine solche Intensität des Wachsthums an dieser Stelle auch nicht anzunehmen.

In der Reihe B B sind die Verhältnisse, abgesehen von der Bezifferung, genau dieselben. Auch hier haben sich die von der Cambiummutterzelle abgeschiedenen Xylemzellen (3 u. 4 u. 5), (6 u. 7 u. 8 u. 9) und, wenn (14 u. 15) die Initiale ist, auch (10—13) durch zweimalige succesive Theilung in 4 Tochterzellen

getheilt, welche nunmehr ihrer Differenzirung zu Tracheiden entgegengehen. Bei Zelle 3 ist die zweite Theilung auch hier unterblieben.

Bei der Betrachtung der zum Phloëm abgeschiedenen Zellen ergeben sich ähnliche Bilder und daher dieselbe Reihenfolge der Zelltheilungen in den einzelnen Complexen.

Es zeigt sich also, dass unter günstigen Bedingungen, bei reicher Entwicklung des Jahrringes, das Sanio'sche Grundgesetz überschritten wird. Wir haben hier als Regel eine zweimalige Theilung der von der Cambium-Initiale abgeschiedenen Xylem- oder Phloëmzelle, während bei Sanio die einmalige Theilung als die Regel erscheint. Es fragt sich nun, wo die Regel und wo die Ausnahme zu suchen ist. Die zweimalige Theilung findet nur unter günstigen Bedingungen, auf gutem Boden und bei ausreichender Feuchtigkeit statt. Diese Bedingungen werden den meisten Kiefern der norddeutschen Tiefebene nicht gewährt. Die Kiefer findet sich zumeist auf trockenem Sandboden, unter Verhältnissen, die ihr Gedeihen nicht gerade unmöglich machen, aber doch auch nicht sehr befördern. Sie ist ein Baum, der noch da vorlieb nimmt, wo andere Bäume nicht mehr wachsen oder wenigstens keine lohnende Cultur bieten würden. Unter diesen Umständen gelangt sie nicht dazu, die zweite Zelltheilung auszuführen, und unsere gewöhnlichen Heidekiefern zeigen daher stets nur die einmalige Theilung in zwei Tochterzellen, ganz wie es Sanio beschrieben hat. Will man nun die Regel aus der Mehrzahl der vorkommenden Fälle ziehen, so ist das Sanio'sche Gesetz die Regel und alle anderen Fälle nur Ausnahmen. Erwägt man aber, dass die Fälle, unter denen der Baum zu seiner günstigsten Entwicklung gelangt, die maassgebenden sein müssen und als die eigentlich normalen zu betrachten sind, und dass unsere gewöhnlichen Heidekiefern sich in Verhältnissen befinden, die man nicht gerade als sehr günstig, also gewissermaassen abnorm bezeichnen muss — so wird man nicht umhin können, die zweimalige Theilung als die Regel, und die einmalige als einen Specialfall derselben zu betrachten, der in ungünstigeren Fällen eintritt. Dass dieser Specialfall numerisch der häufigste ist, thut nichts zur Sache.

Die schon oben angeregte Vermuthung, dass unter Umständen auch eine dreimalige Theilung eintreten könne, findet keine Bestätigung. Auch spätere Wachsthumsstadien zeigen keine anderen Bilder. Es ist mir niemals gelungen, mit Sicherheit einen zusammengehörigen Zellcomplex von mehr als vier Zellen zu finden, die aus einer zum Xylem oder Phloem abgegebenen Zelle entstanden wären. Wo mehr als vier Zellen zusammengehörten, da zeigte sich jedesmal, dass die eigentliche Cambiumregion mit Einschluss der Initiale vorlag.

Allerdings folgen sich bei sehr intensivem Wachsthum die Zelltheilungen manchmal so schnell, dass es sehr schwer und geradezu unmöglich wird, die Altersfolge der jungen Membranen zu konstatiren. Bei dem Exemplare von *Picea excelsa*, dessen Wachsthumsverhältnisse durch einen ganzen Sommer verfolgt wurden,

fanden sich in den Perioden stärksten Zuwachses nicht selten etwa zehn ganz gleichartige junge Zellen in einer Radialreihe. Weder die Weite der Zelllumina, noch die Stärke der Membranen, noch auch die Art des Ansetzens der tangentialen an die radialen Wände gaben einen Anhaltspunkt, die geringsten Muthmassungen über die Initiale aufzustellen oder auf die Reihenfolge der Theilungsvorgänge zu schliessen. Da alle Kriterien versagten, konnten nur ungefähre Schätzungen vorgenommen werden, worüber das Weitere unten gegeben werden soll. Man könnte wohl bei so intensiver Theilungsfolge auf die Vermuthung kommen, dass hier die von der Initiale abgegebenen jungen Elemente sich dreimal getheilt hätten; indessen fehlt zu einem bestimmten Schlusse nach unserer augenblicklichen Kenntniss jeder Grund dafür und dawider.

Dagegen kann bei schwachem Wachsthum, wie es bei *Pinus* nicht selten vorkommt, auch die einmalige Theilung der von der Initiale abgetrennten Zelle unterbleiben. Ein Beispiel bietet Fig. 2 Reihe A A. Wir haben es hier mit einer Kiefer zu thun, welche unter weniger günstigen Bedingungen gewachsen ist als die zuerst besprochene. Das Wachsthum ist weniger intensiv; wir verstehen es daher, wenn wir hier nicht dieselben Bilder haben wie in Fig. 1, sondern dass uns die Sanio'schen Zellzwillinge entgegentreten. Die Zellen 3 und 4 in Reihe A A bilden einen Holzzwilling; 5 ist eine noch ungetheilte Holzzelle oder vielleicht die Initiale; (6 u. 7) ist dann, je nachdem, entweder ein Phloemzwilling oder die eben getheilte Initiale, Zelle 8 ist eine Bastzelle. Es ist klar, dass 8 und 9 nicht als Zwilling zusammen gehören, vielmehr ist Zelle 8 eine von der Initiale zur Rinde abgegebene Zelle, die es unterlassen hat, sich weiter zu theilen. Dass die secundäre Theilung von Zelle 8 etwa noch zu erwarten stände, ist bei der vorgeschrittenen Entwickelung derselben kaum mehr anzunehmen, denn die Zellwand zwischen 7 u. 8 ist von dem ganzen Complex (3—8) die älteste. Zelle 8 ist von diesem Complexe eher abgeschieden als (3 u. 4), die sich schon wieder getheilt hat. Ebensowenig könnte man Zelle 8 als Initiale ansprechen; sollte man dies aber dennoch versuchen, so würde wieder Zelle 5 eine Xylemzelle sein, die ihre Theilung unterlassen hat; da sie älter ist als (6 u. 7), so

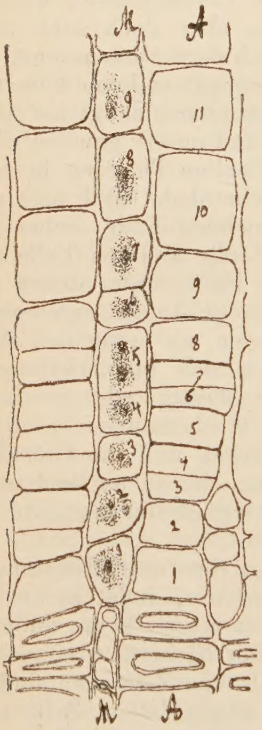

Fig. 2. *Pinus silvestris*, schwache Jahrringbildung. Querschnitt durch die Cambiumregion. M M Randreihe eines Markstrahls. Vergröss. 300.

wäre ihre nachträgliche Theilung nicht mehr anzunehmen. Auf jeden Fall gibt uns diese Figur ein Beispiel davon, dass unter Umständen die weitere Theilung der abgeschiedenen Zelle unterbleiben kann. Da die Figur ein Bild vom Anfange der Entwickelung des Jahrringes bietet (19. Mai), so ist wohl anzunehmen, dass Zelle 8 ganz zu Anfang des Frühlings als erste, oder vielleicht gar am Ende der vorjährigen Wachsthumsperiode als letzte gebildet worden ist. Da gegen Anfang und Ende des Wachsthums die Intensität naturgemäss eine sehr geringe ist, so ist uns diese Thatsache vollkommen verständlich.

Die später gebildeten Zellen, auch bei weiterer Entwickelung des Jahrringes, zeigen die einmalige nachträgliche Theilung der abgeschiedenen Zellen, wie sie Sanio als Regel beobachtet hat; diese Theilung unterbleibt also, wie es scheint, unter den bei uns herrschenden Verhältnissen nur am Anfang und Ende der Jahresperiode; es liegt nahe, zu vermuthen, dass in nördlicheren Gegenden, bei noch mehr eingeschränktem Wachsthum, dies Verhältniss sich häufiger finden wird.

Wir werden also das Theilungsgesetz folgendermassen formuliren müssen: „Die Cambium-Initiale theilt sich und gibt dadurch xylem- und phloëmwärts Zellen ab, die sich je nach der Intensität des Wachsthums noch ein- bis zweimal theilen. Eine zweimalige Theilung, so dass aus der einen von der Initialen abgeschiedenen Zelle vier gebildet werden, scheint nach den bisherigen Beobachtungen der günstigste Fall zu sein, über den nicht hinausgegangen wird. Bei weniger intensivem Wachsthum, z. B. im Anfange der Jahresperiode, fällt eine der letzten Theilungen fort, so dass die abgeschiedene Xylem- oder Phloëmzelle sich in zwei Tochterzellen und von diesen nur eine, die dem Cambium nächstgelegene, sich noch einmal theilt. Wird das Wachsthum noch beschränkter, so theilt sich die abgegebene Zelle nur noch einmal, und selbst diese Theilung unterbleibt zuweilen. In diesem Falle gibt also die Cambium-Initiale Zellen ab, die sich sofort, ohne sich weiter zu theilen, in Xylem- und Phloëm-Elemente differenziren."

Man könnte sich versucht fühlen, nach diesen Ausführungen die Bedeutung der Initiale überhaupt fallen zu lassen. Das Cambium bestände dann aus einer Anzahl von gleichwerthigen dünnwandigen Zellen, welche in ununterbrochener Theilung begriffen wären; die dem Holze, bezw. der Rinde zunächst gelegenen Zellen würden diese unbegrenzte Theilungsfähigkeit aufgeben und sich zu Xylem- und Phloemelementen differenziren; durch fortgesetzte Theilungen der dazwischen liegenden Zellen rücken andere an ihre Stelle und machen denselben Prozess durch; zwischen diesen in Differenzirung begriffenen Elementen behält eine Zone von mehreren Zellschichten ihre Theilungsfähigkeit weiter bei und fungirt so dauernd als Cambium.

Diese Auffassung so weit zu treiben, dass man die Existenz einer eigentlichen Initiale leugnete, wäre falsch. Wenn infolge des Dickenwachsthums der Cambiumring eine peripherische Ausdehnung

und seine Zellen einen tangentialen Durchmesser erreicht haben, die eine radiale Theilung nothwendig machen, so findet diese Theilung in nur einer Zelle statt: an dieser Stelle haben wir dann später zwei an Stelle der früheren einen Radialreihe. Hier tritt die Individualität der Initialzelle deutlich hervor. Ausserdem zeigt sich, wenn man die eben angeführte Auffassung genauer betrachtet, dass sie nur eine weniger klare Ausdrucksweise der sonst anerkannten Regel ist. Die an den Xylem-, bezw. Phloemkörper angrenzenden Zellen gliedern sich allmählich demselben an, und so bleibt zwischen ihnen schliesslich eine Zellschicht übrig, die ihren Ursprung einer einzigen Mutterzelle verdankt. Wir würden also mit der eben versuchten Darstellungsweise die Initiale nicht beseitigt, sondern nur vermieden haben, ohne etwas Neues beizubringen; im Gegentheil, wir würden eine klare und einfache Auffassung nur verwischen.

II.

Der in der Cambiumregion gelegene Theil der Markstrahlen erleidet gleichfalls Theilungen. Eine Initiale gibt auch hier Tochterzellen nach dem Phloem und Xylem ab, und so bilden sich gleichzeitig mit den neuen Xylem- und Phloempartien auch neue Partien des Markstrahls.

Eine Betrachtung der fertigen Markstrahlen auf radialen Längsschnitten wird uns schon vermuthen lassen, wie sich die Theilungsvorgänge im Markstrahlcambium entwickeln werden. Tabelle 1 zeigt uns die Höhen- und Längenverhältnisse der Zellreihen eines Markstrahls im Phloem, von Reihe 1 bis 6.

Tabelle 1. Phloemstrahl.

Reihe.	Höhe der einzelnen Zellen.	Mittel.	Radiale Erstreckung im Durchschnitt	
			in μ	verglichen mit der Breite der Siebröhren.
1	27—47 μ	37 μ	26 μ	1
2	23		42	$1^1/_2$ — 2
3	15		44,5	$1^1/_2$ — 2
4	23	22,5 μ	63	2 — 3
5	24		80	$3^1/_2$
6	27		—	—

Bei den übrigen Zellreihen liessen sich die Längen der einzelnen Zellen nicht feststellen. Bei dem immer etwas gebogenen Verlauf, den die Markstrahlen im Phloem verfolgen, ist es nicht

leicht, Schnitte zu bekommen, auf denen der Markstrahl sich genügend weit verfolgen lässt, um Mittelwerthe aufzustellen; daher ist der hier benutzte ein relativ günstiger.

Die vorliegende Tabelle genügt, um uns ein Bild von den herrschenden Zahlenverhältnissen zu geben. Die vertikalen Erstreckungen der einzelnen Reihen sind unter einander ziemlich gleich, wenn man von den Randreihen (Reihe 1) absieht, deren Zellen sich im Phloem unregelmässig nach oben und unten um das Doppelte, ja manchmal um das Dreifache der übrigen Reihen verlängern. Dagegen sind die Zellen der Randreihen bedeutend schmäler als die der übrigen. Ihre Breite beträgt im Durchschnitt 26 μ, während die übrigen Reihen Zelllängen von 42—80 μ aufweisen; die Randzellen erstrecken sich über die Breite von je einer Siebröhre, bezw. Phloemparenchymelement, im Durchschnitt, während die Zellen der übrigen Reihen $1^1/_2$—$3^1/_2$ Siebröhren in der radialen Erstreckung entsprechen. Im Allgemeinen scheint die radiale Erstreckung der Markstrahlzellen, vom Rande aus nach innen allmählich zuzunehmen. Die Betrachtung von Fig. 3 wird diese Anschauung bestätigen.

Ein ähnliches Verhältniss ergiebt sich bei der Betrachtung eines Xylemstrahles, wie Fig. 4. In Reihe A erstrecken sich die

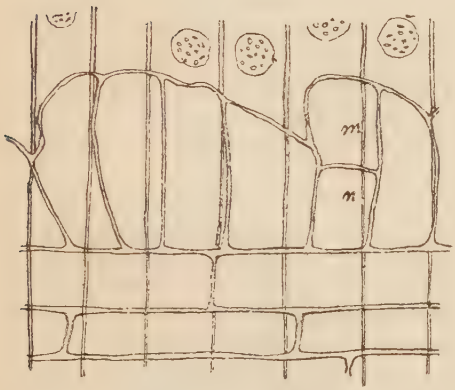

Fig. 3. *Pinus silvestris.*
Radialschnitt durch das Phloëm. Markstrahl.
Vergösserung 300.

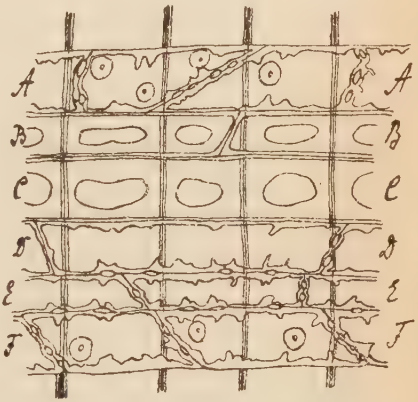

Fig. 4. *Pinus silvestris.*
Radialschnitt durch das Xylem. Markstrahl.
Vergrösserung 300.

Markstrahlzellen über 1—2 Tracheiden, in B über 5, in C über mehr als 9 Tracheiden; von da an fallen sie wieder. In D entspricht die Breite der Markstrahlzellen 3, in E und F je 2 Tracheidenbreiten. Auch hier nimmt die Breite der Markstrahlzellen nach dem Inneren zu. Ein Unterschied vom Phloemstrahl besteht darin, dass die Randzellen hier schon meist 2 Tracheidenbreiten entsprechen, während dort in der Regel eine Randzelle mit einem Phloemelement correspondirt. Die Betrachtung von Tabelle 2,

welche einen siebenreihigen Xylemstrahl zur Anschauung bringt, ergibt dasselbe Resultat.

Tabelle 2. Xylemstrahl.

Reihe.	Radiale Längen der Markstrahlzellen in μ		in Tracheidenbreiten		Vertikale Erstreckung in μ
	Frühjahrsholz.	Herbstholz.	Frühjahsholz.	Herbstholz.	
1	63	35	2	$1^1/_2$	31
2	160	125	$4^1/_2$	5	23
3	170	110	$4^1/_2$	5	27
4	180	110	5	5	31
5	210	90	7	4	23
6	120	—	$3^1/_2$	—	22
7	70	40	2	2	27

Wir sehen aus derselben noch, dass die Markstrahlzellen einer und derselben Reihe unter sich im Frühlings- und Herbstholz dieselben Verhältnisse in Betreff der radialen Länge zeigen wie die Tracheiden; sie sind der Verschmälerung der Tracheiden gemäss im Herbstholz gleichfalls verschmälert, so dass die Markstrahlzellen derselben Reihe im Frühjahrs- und Herbstholz ungefähr derselben Anzahl von Tracheiden entsprechen.

Diesen Verhältnissen gemäss, werden wir auf die Theilungsvorgänge im Markstrahlcambium schliessen können. Es lässt sich von vornherein annehmen, dass in den Randzellen die Theilungen lebhafter vor sich gehen werden als in der Mitte des Markstrahls. Da die äusseren Randzellen des Phloemstrahls je einer Siebröhre oder einem Parenchymstrang entsprechen, so werden die von der Initiale phloemwärts abgegebenen Zellen jedenfalls denselben Theilungen unterworfen sein, wie die Phloemelemente selbst; und da im Xylemstrahl die äusseren Randzellen länger sind und sich in der Regel über 2 Tracheiden erstrecken, so werden bei den nach dem Xylem abgeschiedenen Zellen weniger Theilungen vor sich gehen. Bei günstiger Entwickelung des Jahrringes werden also die phloemwärts abgeschiedenen Randzellen sich noch zweimal hinter einander theilen, xylemwärts dagegen wird eine der Theilungen unterbleiben oder die Initiale wird sich nach dem Xylem zu seltener theilen müssen, wenn die abgeschiedenen Zellen sich noch ebenso oft theilen sollen, wie die nach dem Phloem zu abgegebenen. Ebenso wird bei schwächerer Entwickelung die noch dem Phloem abgeschiedene Randzelle eines Markstrahles sich

noch einmal theilen, während beim Xylemstrahl diese Theilung unterbleiben wird oder die Initiale sich seltener theilen muss. Strenge Regeln werden sich hierüber nicht aufstellen lassen, da auch Ausnahmen in den radialen Längen der Markstrahlzellen vorkommen. Dagegen werden wir von den inneren Markstrahlzellen gemäss ihrer Länge erwarten dürfen, dass sie durch einfache Theilungen aus ihren Initialen hervorgehen werden.

Bei der Untersuchung selbst findet man, dass radiale Längsschnitte, die man der Lage der Sache nach zuerst in Angriff nimmt, in Bezug auf das Markstrahlcambium ungünstige Objekte liefern. Die vielen zarten Theilwände im phloem- und xylembildenden Cambium verwirren das Bild zu stark, als dass man mit genügender Häufigkeit sichere Angaben über das relative Alter der im Markstrahl neu gebildeten Wände machen könnte. Man ist daher meist auf Querschnitte angewiesen.

Die Reihe M M in Fig. 2 stellt einen Querschnitt durch die Randzellen eines Markstrahls von *Pinus silvestris* dar. Es ist dies, wie schon bemerkt, eine Kiefer mit schwächerem Wachsthum, auf welche das Theilungsgesetz in der Sanio'schen Form — einmalige Theilung der abgegeben Zellen — Anwendung findet. Der Xylemtheil zeigt uns eine 2 Tracheidenbreiten lange Zelle mit behöftem Porus und den bekannten leistenförmigen Verstärkungen, der Phloemtheil kurze Zellen, die je einer Siebröhre entsprechen. Die Initiale ist in dem Zellcomplex (4 u. 5) zu suchen, in Zelle 5 sehen wir schon die Anfänge einer neuen Theilung. Falls Zelle 4 die Initiale ist, wäre also 5 eine nach dem Phloem abgeschiedene Zelle, die sich weiter theilt, wie ja auch der Complex (6 u. 7) als eine Zelle abgeschieden ist und sich dann weiter zerlegt hat. Die xylemwärts abgegebenen Elemente dagegen scheinen keine secundäre Zerlegung erfahren zu haben. Dasselbe würde also von Zelle 4 zu erwarten sein, falls 5 die Initiale ist. Wir haben hier in Bezug auf die Randzellen eine Bestätigung dessen, was wir vorher vermuthungsweise ausgesprochen haben. Dass die nach dem Phloem abgegebenen Zellen eine grössere Theilungsfähigkeit besitzen, ergibt sich auch daraus, dass man vereinzelt, allerdings selten, auch radiale Theilungen in ihnen findet. Vergl. in Fig. 3 die Zellen m und n.

Auf Querschnitten, welche die inneren Zellen der Markstrahlen zeigen, findet man solche Bilder nicht; wenigstens nicht derartig, dass man mit Sicherheit eine nachträgliche Theilung constatiren könnte. Hingegen sieht man auf radialen Längsschnitten, wenn man Bäume mit starkem Wachsthum untersucht, hin und wieder, dass abgeschiedene Zellen sich noch einmal getheilt haben.

Wir hatten schon bei der Betrachtung der Theilungen, welche in dem xylem- und phloembildenden Cambium vor sich gehen, auf die Aufstellung einer festen Regel verzichten müssen; wir sehen jetzt, dass es noch viel weniger angehen würde, eine solche für die Theilungsvorgänge im Markstrahlcambium geben zu wollen. Wollten wir einen Fall als Regel aufstellen, so hätten wir eine fast endlose Zahl von Ausnahmen zu constatiren. Fassen wir da-

gegen das Gesetz allgemein, so schliesst es alle Specialfälle in sich. Es hängt von der Gunst der Verhältnisse und der daraus resultirenden allgemeinen Wachsthumsintensität ab, ob sich die Initiale öfter oder seltener theilt, und ob die von ihr abgeschiedenen Zellen sich noch einmal, zweimal oder auch gar nicht mehr theilen. Unter denselben Gesichtspunkt fallen auch — nach Maassgabe der nothwendigen Modificationen — die Markstrahlen.

Es erübrigt noch, einen kurzen Blick auf einen Zusammenhang zwischen dem Markstrahlcambium und dem Fibrovasalcambium zu werfen. Wenn ein neuer secundärer Markstrahl angelegt wird, so wird zunächst eine Initiale für denselben gebildet. Von einer Zelle des Fibrovasalcambiums wird am oberen oder unteren Ende durch eine horizontale Wand eine kleine Zelle abgetheilt, welche auf dem Radialschnitt ein ziemlich quadratisches Aussehen hat. Diese functionirt fortan als die Initiale eines neuen Markstrahles, indem zuerst in ihr tangentiale Theilungen auftreten. Infolgedessen ist der Anfang eines jeden secundären Markstrahls einreihig, und zwar sind es bei *Pinus* die Markstrahltracheiden mit ihren Membranverdickungen und behöften Poren, welche zunächst gebildet werden. Erst später theilt sich die Markstrahl-Initiale auch vertikal, so dass dann allmählich zwei, drei und mehr Initialen übereinander entstehen, welche dann die Entwickelung ebenso vieler Markstrahlreihen bewirken; die äusseren werden Tracheiden, die inneren bleiben plasmaführend, und so kommt allmählich das gewöhnliche Bild des Markstrahls zu Stande. Phloemwärts wird die Entwickelung naturgemäss in ähnlicher Weise stattfinden, nur dass die Bildung der Tracheiden unterbleibt. Diese Verhältnisse, betreffend die Bildung der secundären Markstrahlen, sind von Erich Schmidt beobachtet und beschrieben worden.*)

III.

Nachdem wir nun die Theilungsvorgänge im Cambium, soweit sie sich auf Bildung von Fibrovasalbestandtheilen und Markstrahlelementen beziehen, verfolgt haben, wendet sich unser Interesse den Veränderungen zu, welche die vom Cambium abgegliederten Zellen erfahren, nachdem die Theilungen in ihnen beendigt sind.

Die zum Holze abgegebenen Fibrovasalelemente entwickeln sich zu Tracheiden. Es ist dazu vorerst eine radiale Streckung nöthig. Durch diese wird das Cambium allmählich weiter nach aussen geschoben, und mit demselben auch die Rinde. Die radiale Streckung der jungen Tracheiden dauert im Frühjahrsholze gewöhnlich so lange fort, bis der Querschnitt ein annähernd quadratischer wird. Die radiale Ausdehnung wächst bis zur Länge der tangentialen heran, öfters übertrifft sie dieselbe schliesslich sogar bis auf das $1^1/_2$fache; sehr selten aber wird sie doppelt so gross.

*) Erich Schmidt, Ein Beitrag zur Kenntniss der secundären Markstrahlen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 7. Jahrgang. Berlin 1889. S. 143 ff. Mit Tafel.

Im Herbstholz ist diese radiale Streckung bekanntermassen eine bedeutend geringere. Sie fällt allmählich so weit, dass in den letzten Herbstzellen die radiale Ausdehnung zur tangentialen sich verhält wie 1 : 3 oder 1 : 4, mitunter sogar wie 1 : 6.

Gleichzeitig mit dieser Zunahme der radialen Ausdehnung finden Verschiebungen der einzelnen Zellen in tangentialer und vertikaler Richtung statt, die vom Standpunkte des gleitenden Wachsthums zu betrachten sind, wie es Krabbe*) zuerst zusammenfassend dargestellt hat. Da die Krabbe'sche Arbeit auf die Entwickelung der Coniferentracheiden nur wenig eingeht, schien es mir der Mühe werth, diese Verhältnisse von demselben Standpunkte aus möglichst eingehend zu verfolgen.

Das gleitende Wachsthum erreicht bei den Coniferen eine geringere Bedeutung als bei den dikotylen Holzgewächsen. Der Grund dafür ist darin zu suchen, dass keine Gefässe gebildet werden. Jede Cambium- und junge Xylemzelle zeigt sich auf dem Querschnitte für gewöhnlich von sechs Zellen begrenzt, seitlich von je zwei der angrenzenden Radialreihen, und ausserdem xylem- und phloemwärts von je einer Zelle derselben Radialreihe. Entwickelt sich nun eine solche Zelle zum Gefäss, so vergrössert sich ihr Lumen in bedeutendem Maasse, während die angrenzenden Zellen im Wachsthum zurückbleiben. Das junge Gefäss drängt die umgebenden Zellen allmählich auseinander und tritt dadurch mit einer immer grösseren Zahl von Zellen in Berührung. Diese nunmehr an die Grenze des neuen Gefässes herangerückten Zellen sind dadurch in eine veränderte Lage den Zellen gegenüber gekommen, die früher zwischen ihnen und dem Gefäss lagen, und ebenso auch untereinander; sie ziehen dadurch auch die hinter ihnen liegenden in Mitleidenschaft, und so können sich die Folgen der Gefässentwickelung auf ziemlich weite Entfernungen bemerkbar machen. Dies geht so weit, dass es oft sehr schwer wird, die ursprünglichen Radialreihen nach den Verschiebungen wieder herauszufinden.

Diese weitgehenden Veränderungen fallen bei den Coniferen naturgemäss fort. Es wächst hier nicht eine einzelne Zelle aus, während die übrigen zurückbleiben, sondern das Wachsthum aller Zellen ist ein gleichmässiges. Die jungen in der Entwickelung begriffenen Tracheiden suchen sich in Folge ihres Turgors abzurunden, und da sie sich gegenseitig daran hindern, kommt nur eine geringe Verschiebung zu Stande. Die ursprünglich durchaus viereckigen Zellquerschnitte nehmen dadurch eine mehr oder minder sechseckige Form an. Jede Zelle, welche seitlich von zwei Zellen der Nachbarreihe begrenzt wird, wölbt sich seitlich etwas vor und zwischen die beiden Zellen hinein; diese zeigen wieder dieselbe Erscheinung am Ende der Zelle, vor der sie am anderen Punkte zurückgewichen sind. Auf diese Weise gewinnt keine Zelle an Lumen; was an der einen Stelle gewonnen wird, geht an der anderen verloren. Es tritt nur eine etwas veränderte

*) G. Krabbe, Das gleitende Wachsthum. Berlin 1886. Mit 7 Tafeln.

Lagerung ein. Die Mittellamelle, welche zuerst einen streng geraden Verlauf in der Radialrichtung zeigte, wird dadurch ein wenig zickzackförmig hin und her gebogen. Am deutlichsten tritt diese Verbiegung im Frühjahrsholz in die Erscheinung, während im Herbstholz die Mittellamelle mehr den ursprünglichen Charakter bewahrt, den sie im Cambium hatte. Es stimmt dieses Verhalten des Herbstholzes mit dem geringen Zuwachs in radialer Richtung überein, mit welchem es hinter dem Frühlingsholze zurückbleibt.

Die eben betrachteten Veränderungen in radialer und tangentialer Richtung sind von einer vertikalen Streckung begleitet, welche eine Zunahme in der Längsrichtung der Tracheiden veranlasst. Man sieht auf Querschnitten, dass zwischen die einzelnen Radialreihen an den Ecken der Zellen sich andere Zellen mit kleineren Lumina hindurchschieben. Nicht selten findet man Ansichten, in denen diese kleineren Zellen ganze Reihen bilden, die sich durch mehrere Jahrringe hindurch verfolgen lassen. Verfolgt man nun eine solche Reihe bis an das Cambium und zeigt es sich dann, dass dort diese kleinen Lumina noch nicht vorhanden sind, vielmehr die beiden Radialreihen unvermittelt an einander stossen, so ist der Schluss berechtigt, dass die in Rede stehenden kleinen Lumina Zellen angehören, die ursprünglich höher oder tiefer lagen, die aber mit ihren Enden in die Region des Schnittes hineingewachsen sind. Wir haben diese Erscheinung schon oben bei Betrachtung der Figur 1 zur Feststellung der Cambium-Initiale benutzt.

Es wird für unseren Zweck von Interesse sein, dieses vertikale Wachsthum etwas eingehender zu betrachten. Hier tritt nun an uns zuerst die Frage nach der Gestalt der Cambiumzelle, besonders ihrer oberen und unteren Enden, heran, deren genauere Kenntniss wir bisher noch entbehren konnten, die wir aber nun nicht mehr umgehen können. Wenn wir die Veränderungen der jungen Zellen betrachten wollen, müssen wir vorerst ihre ursprüngliche Gestalt festgestellt haben; wir werden daher hier einen Exkurs über die Gestalt der Cambiumzellen einschalten, ehe wir in dem Thema des gleitenden Wachsthums fortfahren können.

Eine Betrachtung der Cambiumzellen, sowie der Tracheiden auf Querschnitten ergibt, dass die Hauptmasse bei beiden eine prismatische Form haben muss, deren grösste Ausdehnung die vertikale ist. Es handelt sich nun um die Kenntniss der Endigungen. Die Tracheiden endigen, wie wir aus Längsschnitten und aus Macerationspräparaten sehen, prosenchymatisch. Während es dergestalt also leicht ist, sich von dem Bau des Holzkörpers eine Vorstellung zu machen, sind beim Cambium die Schwierigkeiten erheblich grössere. Querschnittsansichten allein führen nicht zum Ziele. Da sie überall rechteckige Formen darbieten, so würden sie leicht einen Schluss auf eine parenchymatische Form der einzelnen Zellen zulassen; bedenkt man jedoch, dass aus ihnen ausgesprochen prosenchymatische Elemente hervorgehen, so wird man mit einer solchen Vermuthung vorsichtig umgehen müssen.

Wenn wir nun zur Betrachtung von Radialschnitten übergehen, so zeigt sich in der That am oberen und unteren Ende der Cambiumzellen eine horizontale Querwand, also ein parenchymatischer Habitus. Allerdings ist diese horizontale Querwand nicht gerade leicht zu finden. Die Zartheit der Wände verlangt ganz dünne Schnitte, und die vielen Markstrahlen, welche in radialer Richtung über das Gesichtsfeld laufen, verwirren das Bild sehr. Man ist daher darauf angewiesen, alle Stellen, in deren Nähe im Phloem oder Xylem ein Markstrahl auftaucht, als unsichere auszuschliessen und nach solchen Ansichten zu suchen, bei denen jede Möglichkeit einer Täuschung fortfällt.

Fig. 5 zeigt einen solchen Radialschnitt. An den Zellen a und b sehen wir die rechtwinkelig ansetzende Querwand; rechts davon lag Phloem und links zeigen sich prosenchymatisch zugespitzte junge Holzzellen. Der Schnitt ging nicht genau radial; die beiden ganz links gelegenen Zellen x und y, von denen eine schon die Primordialtüpfel zeigt, gehören einem anderen Niveau an und verdanken einer anderen Initiale ihre Entstehung. Wir sehen an derselben Figur, dass die über a und b liegende Zelle c nebst ihren Nachbarinnen gleichfalls parenchymatisch erscheint, dass aber ihr unterer Rand sich unter a und b verbirgt. Es wird also von dem oberen Rand von a und b nach dem unteren von c eine Wand etwas schräg nach unten verlaufen, und wir können schon hieraus entnehmen, dass die Cambiumzellen auf der Tangentialansicht oben und unten durch schiefe Wände begrenzt werden.

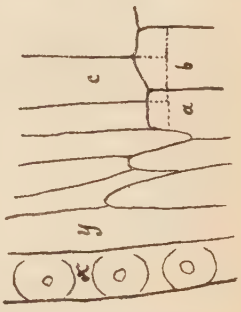

Fig. 5. *Pinus silvestris.* Radialschnitt durch die Cambiumregion. a u. b eigentliche Cambiumgegend, links davon schon gestreckte jung. Xylemzellen. x u. y aus einer fremden Radialreihe. Vergrösserung 250.

Es ist nicht leicht, diese Tangentialansicht direkt zu erhalten; die Schwierigkeit liegt darin, einen Schnitt durch die richtige Region zu führen. Indessen kommt man zum Ziele, wenn man ein Stück des Baumstammes nach den üblichen Methoden in Paraffin einbettet und vermittelst eines Mikrotoms Serienschnitte anfertigt. Wenn man mit dem echten Phloem anfängt und die Serie bis ins ausgesprochene Xylem verfolgt, so muss das Cambium getroffen werden.

Das Cambium bildet einen Cylindermantel, der innen von einem Xylemcylinder ausgefüllt und aussen von Phloem umgeben ist. Auf tangentialen Schnitten wird daher das Cambium entweder zwischen Phloempartien beiderseits oder zwischen Phloem und Xylem erscheinen. Die letzteren Ansichten sind die günstigsten. Wenn man das Untersuchungsobjekt von einem Exemplar mit nicht zu starker Wachsthumsintensität wählt, so kann man sicher sein, dass sowohl Phloem wie Xylem sich ziemlich dicht an das noch nicht differenzirte Theilungsgewebe erstrecken werden. Auf

diese Weise wird man das echte Cambium zur Anschauung bringen. In der That finden wir hier (Fig. 6) die Querwände schief ansetzend. Es prägt sich demnach in den Cambiumzellen schon die Anlage zu der späteren prosenchymatischen Differenzirung aus, ohne dass man in dessen sich leicht entscheiden könnte, ob das Cambium schon als Prosenchym zu betrachten sei oder nicht.

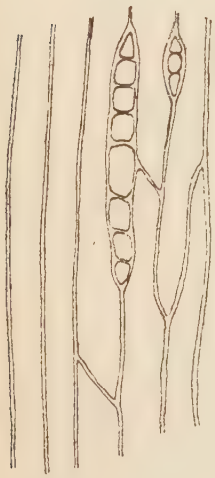

Fig. 6. *Pinus silvestris.* Tangentialschnitt durch das Cambium. Vergröss. 200.

Die Cambiumzellen sind also aufrechte Prismen, die an ihrem oberen und unteren Ende einseitig dachförmig zugeschärft sind, und deren schiefe Endflächen sich gegen die Radialebene neigen. Velten*) ist zu einem ähnlichen Resultate gekommen: „Der Radialschnitt zeigt die radial gestellten Querkanten, der Tangentialschnitt die Zuspitzung der Zellen.“ Da Velten keine Figur gibt und den Gegenstand überhaupt nur kurz berührt, so ist nicht recht klar, ob unter seiner „Zuspitzung“ unsere einseitige Zuschärfung zu verstehen ist. Sollten auch zweiseitige Zuschärfungen vorkommen, was an und für sich denkbar ist, so würde dies übrigens für die weitere Entwickelung der jungen Xylem- und Phloemelemente belanglos sein. Krabbe dagegen gibt dieselbe, noch durch eine perspectivische Ansicht veranschaulichte Darstellung von der Form der Cambiumzelle, wie sie im Vorhergehenden zur Anschauung gebracht ist.

Die jungen Holzzellen, welche die Initiale abgibt, werden daher gleichfalls zuerst eine nur geringe Zuschärfung an den Enden zeigen. Da die radial gestellte Kante noch sehr kurz ist, so wird dieselbe bei eintretendem Spitzenwachsthum sich bald abrunden, und die einzelnen Elemente werden sich leicht zwischen einander drängen können. Hierbei geht selbstverständlich die Einseitigkeit der Zuschärfung verloren; ja manchmal wandelt sich die Zuschärfung geradezu in eine Spitze um.

Wie gross ist nun der Zuwachs, den die Länge der Tracheiden durch das gleitende Wachsthum erfährt? Die Länge der ausgebildeten Tracheiden ist durch Messungen an Macerationspräparaten leicht zu ermitteln; wenn es nun möglich wäre, auf ebenso einfache Art die ursprüngliche Länge der jungen Elemente oder die Länge der Cambium-Initiale zu bestimmen, so würde sich der Zuwachs sofort ergeben. Es ist aber nicht möglich, die Cambiumzellen zu maceriren. Auch ist es mir nie gelungen, weder auf radialen, noch auf tangentialen Schnitten, die Cambium-

*) W. Velten, Ueber die Entwickelung des Cambium u. s. w. Botan. Ztg. 1875. S. 811 ff.

zellen in ihrer ganzen Länge zu erhalten. Die Schnitte waren entweder nicht lang genug oder verliefen etwas schräg, so dass man bei der Verfolgung der betreffenden Cambiumzelle in ein fremdes Niveau gerathen musste. Und selbst wenn es manchmal schien, als ob wirklich eine Cambiumzelle mit beiden Enden vorläge, so dass man die Entfernung der oberen und der unteren Wand direct messen könnte, so liegt doch die Möglichkeit, sich durch schief angeschnittene Wände täuschen zu lassen, bei diesen subtilen Untersuchungen so nahe, dass man kaum darauf rechnen kann, auf diese Weise Irrthümer zu vermeiden.

Wir müssen also die Länge der Cambiumzellen auf indirectem Wege zu bestimmen suchen. Nehmen wir an, in der Construction Fig. 7 seien zwei übereinander liegende Cambiumzellen auf dem Tangentialschnitt zur Anschauung gebracht; sie werden getrennt durch eine mässig schiefe Wand A B, wie wir sie in Fig. 6 kennen gelernt haben. Die jungen von ihnen abgeschiedenen Holzzellen werden anfangs die gleiche Lage zu einander haben. Die Zellen verlängern sich nun durch gleitendes Wachsthum, an welchem sich natürlich nicht nur die Wand A B, sondern auch Theile der Längswände betheiligen. Dadurch wird die beide Zellen trennende Wand allmählich eine immer schiefere Stellung annehmen, bis sie schliesslich beispielsweise in der Lage C D verharrt. Denken wir uns nun von B und D aus die Lothe B E und F D auf die gegenüberliegende Wand gefällt, und ebenso von der anderen Seite die Lothe A G und C H, so stellt die Strecke A E oder B G den Betrag dar, um welchen die beiden Tracheiden im Ursprungsstadium übereinander griffen, und C F oder D H denselben nach beendigtem Längenwachsthum. Der Zuwachs der beiden Tracheiden wird also durch die Differenz C F—A E ausgedrückt werden können. Da nun dieser Zuwachs dadurch zu Stande kommt, dass die beiden Zellen in entgegengesetzter Richtung wachsen, so ist jeder einzelnen Zelle nur die Hälfte dieser Wirkung zuzuschreiben; das Scheitelwachsthum der einzelnen Tracheide wird daher $\frac{CF-AE}{2}$ betragen. Dies ist indessen nur das Scheitelwachsthum an dem einen Ende der Tracheide. Da wir nun hier angenommen haben, dass die beiden an einander stossenden Tracheiden-Endigungen gleichmässig an der Verschiebung betheiligt sind, so werden wir dieselben Verhältnisse auch an dem anderen Ende der Tracheide voraussetzen müssen. Sollte dies nicht der Fall sein, sollte ein Unterschied im Wachsthum am oberen und unteren Ende stattfinden, so würde eine dem entsprechende Correctur schon bei der Berechnung der in der Figur 7 dargestellten Enden anzubringen sein. Auf jeden Fall bleibt die Summe, den das gleitende Wachsthum am oberen mit dem des unteren derselben Tracheide ergibt, dieselbe; sie beträgt C F—A E, d. h. den Längenbetrag, um den die fertig ausgebildeten Tracheiden über einander greifen, vermindert um den,

Fig. 7.

der sich analog diesem Werthe schon bei den Cambiumzellen findet.

Dieser Werth ist nun zu bestimmen, indem man die betreffenden Strecken C F und A E auf Tangentialschnitten misst.

Es ergab sich als Mittel aus einer ziemlich grossen Anzahl von Messungen (sämmtlich an Präparaten von demselben Exemplar):

1.	C F im Frühjahrsholz	573,5 μ
	A E (Cambium)	74 μ
	C F—A E oder Betrag des gleitenden Wachsthums im Frühjahrsholz	rund 500 μ
2.	C F im Herbstholz	480 μ
	A E (Cambium)	74 μ
	C F—A E oder Betrag des gleitenden Wachsthums im Herbstholz	rund 400 μ

Es zeigt sich, dass das gleitende Wachsthum im Herbstholze ein geringeres ist als im Frühjahrsholz.

Ich möchte hier bemerken, dass sowohl die eben gegebenen Zahlen wie auch die im Folgenden noch anzuführenden selbstverständlich keinen Anspruch auf absolute Giltigkeit machen. Sie sind richtig für das Exemplar, an dem die Untersuchungen über diesen Punkt der Wachsthumsvorgänge angestellt wurden: sie werden auch für eine grosse Zahl von anderen Exemplaren Geltung haben. Wollte man aber diese Messungen und Berechnungen auf eine grössere Anzahl von Exemplaren ausdehnen, so würden sich selbstverständlich eine Menge individueller Abweichungen zeigen. Indessen genügen die hier mitgetheilten Beobachtungen, um eine ungefähre Vorstellung von der Bedeutung des gleitenden Wachsthums für die Entwickelung des *Pinus*- — und überhaupt des *Coniferen*-Stammes zu geben.

Wir haben also den durchschnittlichen Betrag des gleitenden Wachsthums für das Frühjahrsholz auf 500 μ, für das Herbstholz auf 400 μ bestimmt. Zieht man diese Länge vom durchschnittlichen Betrage der Tracheiden ab, so erhält man die ursprüngliche Länge der Cambiumzellen. Die Durchschnittslänge der Tracheiden erhält man am besten aus Messungen an Macerationspräparaten.

Es ergab sich — wieder als Mittel aus einer grossen Zahl von Messungen:

1.	Länge der Tracheiden des Frühjahrsholzes	2820 μ
	davon gleitendes Wachsthum	500 μ
	Länge der Cambiumzellen	2320 μ
2.	Länge der Tracheiden des Herbstholzes	2310 μ
	davon gleitendes Wachsthum	400 μ
	Länge der Cambiumzellen	1910 μ

Bei der Betrachtung dieser Resultate mag auf den ersten Blick die Verschiedenheit in den Werthen für die Cambiumzellen überraschen; man hätte erwartet, dass der Unterschied in den Tracheidenlängen für Frühjahrs- und Herbstholz derselbe wäre wie der für das gleitende Wachsthum gefundene, und dass dann die Werthe

für das Cambium mit einander übereinstimmen sollten. Aber es dürfte kaum möglich sein, bei der Feststellung von Durchschnittswerthen immer das richtige Verhältniss in den grösseren und geringeren zu treffen; auch mögen in verschiedenen Regionen des Stammes, die dicht bei einander liegen können, wirklich Cambiumzellen vorhanden sein, die sich von der gewöhnlichen Länge der übrigen entfernen, welche Verschiedenheit dann auch Verschiedenheiten in den Tracheidenlängen zur Folge haben würde.

Wir werden gut thun, zwischen den beiden gefundenen Werthen 1910 μ und 2320 μ die Mitte, also 2115 μ, als ungefähres durchschnittliches Maass für die Länge der Cambiumzellen anzunehmen. Die Initiale und mit ihr die jungen Tracheiden waren also ungefähr 2 mm lang, und sie streckten sich bei ihrer weiteren Ausbildung noch um 500 μ oder $^1/_4$ des ursprünglichen Betrages, im Frühlingsholz — und im Herbstholz um 400 μ oder $^1/_5$ der Anfangslänge.

Das gleitende Wachsthum hat, wie wir sehen, bei der Ausbildung des Holzkörpers von *Pinus* — und ohne Zweifel auch der übrigen Coniferen — einen nur geringen Einfluss. Noch kleiner ist der Betrag desselben im Phloem. Die Entfernung benachbarter Siebröhren-Enden, ebenso gemessen wie vorhin die der Tracheiden, ergibt 320 μ im Mittel; davon der schon im Cambium vorhandene Betrag von 74 μ abgezogen, ergibt für das gleitende Wachsthum bei Ausbildung der Siebröhren rund 250 μ oder $^1/_8$ der anfänglichen Länge.

Die jungen Elemente haben ausser ihrem Längenwachsthum auch das Bestreben, in ihrem Umfange zuzunehmen. Wir haben schon oben beobachtet, dass die dadurch zu Stande kommenden Verschiebungen nur gering sind. Dass aber die Tendenz zu einer Ausdehnung in tangentialer Richtung vorhanden ist, zeigt das Verhalten der Markstrahlen. Je stärker das Wachsthum der jungen Fibrovasalelemente ist, desto mehr werden die Markstrahlen zusammengedrückt. Sie sind in Folge dessen im Frühjahrsholz in der Regel mehr verschmälert als im Herbstholz, und auch im Herbstholz schmäler als im Cambium. Ein Markstrahl, dessen Breite im Cambium 20 μ betrug, mass im Herbstholz nur 9—14 μ, im Frühlingsholz 4—8 μ, im Phloem 15—17 μ. Nicht immer sind die Unterschiede so bedeutend. Ein anderer Markstrahl ergab folgende Werthe: im Cambium 16 μ, im Herbstholz 6—9 μ, im Frühjahrsholz 6—7 μ, im Herbstholz des nächsten Jahrringes 9—13 μ, im dazu gehörigen Frühjahrsholz 9—11 μ, und im Phloem 13—16 μ. Vgl. auch Fig. 2.

Aehnliche Verhältnisse bieten sich uns dar bei der Betrachtung der Markstrahlen in Bezug auf ihre vertikale Ausdehnung. Zwar besitzen die mittleren Zellreihen der Markstrahlen dieselbe vertikale Erstreckung im Frühjahrs- wie im Herbstholz, im Xylem wie im Phloem, wie auch im Cambium; aber die obere und untere Randreihe weisen bedeutende Verschiedenheiten auf. Die Randreihen sind im Cambium 2 bis 3 mal so hoch als die übrigen Zellreihen; diese Höhe behalten sie im Phloem ungeschmälert bei (vgl. oben Fig. 3

und Tabelle 1, mitunter tritt sogar eine geringe Zunahme ein; im Xylem dagegen werden sie auf das ungefähre Maass der übrigen herabgedrückt (vgl. oben Fig. 4 und Tabelle 2). Bei einem zehnreihigen Markstrahl hatten die inneren acht Reihen zusammen in der Vertikalen eine Ausdehnung von 180 μ, sowohl im Xylem wie im Cambium und Phloem; auf jede einzelne Reihe kamen 22—23 μ. Der ganze zehnreihige Markstrahl (mit Einschluss der Randreihen) mass im Cambium 254 μ, im Phloem ebenfalls 254 μ, im Xylem (Frühjahrsholz) dagegen nur 227 μ. Auf jede der Randreihen kamen im Cambium und Phloem 37 μ, im Xylem waren sie auf 23 μ zusammengedrückt. Das Frühjahrs- und Herbstholz unterscheiden sich auch hierin; im Herbstholz sind die Markstrahlen in der Regel etwas weniger benachtheiligt. Natürlich sind es auch hier nur die Randzellen, auf denen der Unterschied beruht. Ein Markstrahl, der ohne Randzellen in der Vertikalen 126 μ mass, hatte mit denselben im Frühjahrsholz 198 μ, im Herbstholz 216 μ. Es kamen auf die beiden Randreihen zusammen im ersten Falle 72, im zweiten 90 μ: das Verhältniss stellt sich wie 1 : 1,25. Die Randzellen des Markstrahls besassen im Frühjahrsholz 64 % der ursprünglichen Länge im Cambium, im Herbstholz 80 %, im Phloem 100—105 %.

IV.

Wenn wir nun untersuchen wollen, wie die Entwickelung eines neuen Jahrringes vor sich geht, so haben wir mit der Betrachtung des Winterstadiums zu beginnen. Es wurden zu diesem Zwecke zusammenhängende Stammstücke, Rinde und Holz enthaltend, untersucht, welche im Februar 1888 dem Stamm entnommen worden waren. Bei Betrachtung der daraus angefertigten Querschnitte wurde es wahrscheinlich, dass nicht die der letzten Herbsttracheide zunächst liegende dünnwandige Zelle die Initiale bildete, sondern dass dieselbe drei oder vier Zellen weiterhin zu suchen sein musste. Grund zu dieser Annahme gab die Betrachtung, dass die dem ausgebildeten Xylem zunächst liegenden dünnwandigen Zellen sehr oft schon radial gestreckt waren; auch die Art und Weise, wie die tangentialen Wände an die radialen ansetzten, deutete darauf hin, dass die jüngsten Theilungen weiter rindenwärts stattgefunden hatten. Die letzten Zelltheilungen aber dürften am Ende der Wachsthumsperiode, also im Erlöschen der Wachsthumsintensität, entweder in der Initiale selbst oder doch in ihrer allernächsten Nähe stattgefunden haben, ganz besonders aber dürfte dies zu vermuthen sein, wenn die Jahrringe der vergangenen Wachsthumsperioden schwach ausgebildet sind (wie hier nur 14 bis 20 Tracheiden in der Radialreihe) und daher schon an und für sich eine schwache Intensität des Wachsthums vorauszusetzen ist. Zur Gewissheit erhoben aber wurde diese Vermuthung durch das Auffinden des Querschnittes, der in Figur 8 abgebildet ist. Die beiden radialen Theilungen, die sich, einmal in der dritten, einmal in der vierten Zelle von der letzten fertigen Tracheide

finden, erheben es über jeden Zweifel, dass diese Zellen die Cambium-Initiale sind. Es ergab sich also die merkwürdige Thatsache, dass im Herbst ausser den fertig ausgebildeten Herbsttracheiden schon neue Zellen gebildet werden, welche für das Xylem bestimmt sind, aber erst im nächsten Frühjahr ihre vollständige Ausbildung erfahren. Im Phloem mag Aehnliches der Fall sein, allein in Folge der geringen Differenzirung der Elemente auf dieser Seite war darüber nichts zu constatiren. Die Initiale umgibt sich für die Zeit der Ruhe mit Zellen, die ihr ähnlich bleiben; es mag dies wohl behufs etwaigen Austausches von Plasmasubstanzen für sie vortheilhafter sein, als wenn sie auf der einen Seite unmittelbar an verholzte Tracheiden, auf der anderen an fertige Siebröhren stossen würde.

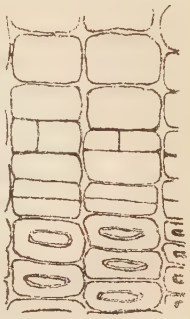

Fig. 8. *Pinus silvestris*, Winterstadium. Querschnitt durch die Cambiumgegend. Radiale Teilungen der Initiale. Vergröss. 250.

Um nun die Entwickelung des Jahrringes zu verfolgen, wurden während der Wachsthums periode des Jahres 1888 von einem ziemlich dicken Stamme in bestimmten Intervallen, die zwischen acht und vierzehn Tagen schwankten, Stücke entnommen, die Phloem, Cambium und Xylem enthielten. Es versteht sich von selbst, dass zwischen den einzelnen Stellen, an denen die Stücke entfernt wurden, Zwischenraum genug blieb, um einen etwaigen schädlichen Einfluss der Wunde durch Callusbildung zu eliminiren. Voraussetzung war natürlich, dass das Wachsthum rings um den Stamm vollständig concentrisch vor sich ging. Diese Annahme wird wohl in den meisten Fällen, wo man dem Baume die Excentricität nicht schon von aussen ansieht, zutreffen.

Die so gewonnenen Stammstücke wurden nun untersucht, indem auf Querschnitten mit möglichster Genauigkeit die Initiale constatirt und von dieser aus die Anzahl der zum Xylem abgegebenen Zellen festgestellt wurde. Da dieses Verfahren stets bei mehreren Radialreihen angewendet wurde, so ergaben sich zwischen den geringen Abweichungen der einzelnen Reihen unter sich die Mittelwerthe, die nachher für die Beurtheilung der Wachsthumsintensität in Betracht kamen.

Ich lasse hier die Beobachtungen über die Zunahme eines Stammes von *Pinus silvestris* mit schwacher Jahrringbildung folgen.

Das Winterstadium — Initiale 2 oder 3 Zellen von der letzten Tracheide entfernt — dauerte bis Ende April. Die 2 bis 3 schon im vorigen Herbst gebildeten Zellen werden im Folgenden stets mitgezählt, da sie späterhin, fertig ausgebildet, sich als zu dem diesjährigen Jahrring gehörig erweisen.

Das Präparat vom 13. Mai zeigte in der Radialreihe 4—5 abgeschiedene Zellen. Das Wachsthum hatte eben begonnen.

Am 19. Mai waren es allgemein 6 Zellen. Die erste, d. h. die sich unmittelbar an den alten Jahrring anschliessende, begann sich radial zu strecken.

Am 27. Mai waren 6—7 Zellen gebildet; die beiden ältesten ausgewachsen.

Am 6. Juni: 8 Zellen; 3 ausgewachsen.

Am 17. Juni: 9 Zellen; 4—6 gestreckt, in den ältesten beginnt Wandverdickung und Bildung der behöften Poren.

Am 27. Juni: 11—13 Zellen; 7 ausgewachsen, 5—6 mit verdickten Wänden und deutlichen Hofporen.

Am 11. und 24. Juli dasselbe Bild.

Am 9. August: 13—14 Zellen abgesondert; 7—9 völlig ausgebildet.

Am 25. August waren 8—10 Frühlingszellen und 2—3 Herbstzellen fertig ausgebildet. Darauf folgten etwa 3 noch dünnwandige Zellen bis zur Initiale.

Spätere Stadien ergaben keine Veränderungen mehr. Auch Beobachtungen an anderen Exemplaren, die zur Controle untersucht wurden, zeigten, dass die Wachsthumsperiode zu Ende war. Die zwischen der letzten Herbstholzzelle und der Initiale liegenden noch dünnwandigen Zellen wurden nicht mehr ausgebildet und blieben für das nächste Jahr.

Die Gesammtleistung war in diesem Jahre eine geringere als in den früheren. Der Jahrring für 1884 zählte durchschnittlich 11 Frühjahrstracheiden und 9 Herbstzellen auf die Radialreihe, 1885 hatte 9 Frühjahrstracheiden und 14 Herbstzellen, 1886 zeigte 9 Frühjahrstracheiden und 9 Herbstzellen, 1887 haben wir 9 Frühjahrstracheiden und 8 Herbstzellen, 1888 dagegen nur 9 Frühjahrstracheiden und 3 Herbstzellen.

Das Ergebniss war also folgendes: Beginn der Entwickelung Anfang Mai; darauf ein ziemlich gleichmässiges Fortschreiten derselben bis Ende Juni; im Juli Pause; dann während des Augusts eine geringe weitere Zunahme; Ende August Schluss der Jahrringbildung.

Dieses besonders wegen des Stillstandes im Juli befremdliche Resultat könnte Zweifel an der Richtigkeit desselben erwecken. Man könnte versucht sein, zu glauben, dass bei der geringen Intensität des Wachsthums, wo die Unterschiede der einzelnen Stadien oft nur eine Zelle betrugen, sehr leicht Irrthümer in die Beobachtung kommen konnten. Es wäre daher wünschenswerth gewesen, zum Vergleich auch ein Exemplar von *Pinus silvestris* zu haben, welches eine grössere Dickenzunahme während der Jahresperiode besass. Denn bei einem solchen würde die Schwierigkeit fortgefallen sein, dass bei einem etwaigen Irrthum von dem geringsten Betrage (1 Zelle) sofort falsche Schlüsse möglich gewesen wären.

Leider hatte ich es unterlassen, auch von einem solchen *Pinus*-Stamme die Stammstücke regelmässig einzusammeln. Indessen wurde dieser Mangel dadurch ausgeglichen, dass mir das vollständige Material von einem Exemplare *Picea excelsa* zu Gebote

stand, welche eine starke Entwickelung des Jahrringes zeigte. Ich lasse auch diese Untersuchungen hier folgen.

24. April. Winterstadium. Die Initiale liegt ungefähr 4 Zellen vom Herbstholze entfernt. Die Bildung dieser 4 Zellen ist wiederum der vorjährigen Periode zuzuschreiben.

3. Mai. Die Thätigkeit des Cambiums hat begonnen. Die Initiale scheint nunmehr die 9. Zelle zu sein. Es wären also 4 neue Holzzellen abgeschieden.

13. Mai. Das Cambium ist in voller Thätigkeit. In der Region der jüngsten Theilungen sind dieselben so schnell vor sich gegangen, dass die Wände noch ganz gleichmässig erscheinen; die Reihenfolge der Theilungen ist nicht festzustellen. Die Initiale liegt zwischen der 16. und 21. Zelle. — Die 4 ersten Zellen beginnen sich radial zu strecken.

19. Mai. Initiale ist die 20.—25. Zelle. — Die Streckung der ältesten Zellen schreitet weiter; die ersten 2—3 sind in der Regel schon quadratisch, die folgenden oblong mit allmählich abnehmender Radialausdehnung.

27. Mai. Initiale die 34. Zelle. — Bei den ältesten 9—10 Zellen deutliche Hoftüpfel ausgebildet. Die allerältesten schon ziemlich stark verdickt und verholzt, darauf einige schon weitlumige Zellen und dann allmählicher Uebergang zum dünnwandigen oblongen Habitus der jüngsten Elemente.

6. Juni. Initiale zwischen der 40. und 50. Zelle. — Kräftige Verholzung (Phloroglucin-Salzsäure-Reaction) bis zur 17., mitunter 23. Zelle, schwächer bis zur 30., Porenbildung noch weiter.

17. Juni. Initiale etwa die 60. Zelle. — 40 bis 45 Zellen ausgewachsen, von denen die ersten schon fertig ausgebildetes Frühjahrsholz.

27. Juni. Initiale die 70. Zelle. — Etwa 50—60 fertige und in Verholzung begriffene Tracheiden, darauf 25 bis 30 Zellen ausgesprochen dünnwandiges Gewebe, dann Rinde.

11. Juli. Initiale die 70. Zelle. — Die Thätigkeit des Cambiums ist entschieden verzögert. Neue Zellen sind nicht gebildet, dagegen ist die Ausbildung der früher abgegebenen Elemente weiter fortgeschritten. Zwischen der Rinde und dem in Verholzung begriffenen Xylem finden sich stellenweise nur 4—6 dünnwandige Elemente.

24. Juli. Initiale die 85. Zelle. Die Cambiumthätigkeit hat wieder begonnen.

9. August. Initiale die 120. Zelle. — Bis zur 100., manchmal 110. Zelle ausgebildet oder in Ausbildung begriffen, darauf etwa 20 Zellen dünnwandiges Gewebe.

25. August. Initiale die 115.—125. Zelle. Der Zuwachs seit dem vorigen Datum ist, was Zelltheilungen betrifft, äusserst gering. Dagegen ist die Ausbildung der abgeschiedenen Zellen etwas weiter vorgerückt, das ganz dünnwandige Gewebe beträgt nur noch 15 Zellen.

7. September. Neue Zellen sind nicht gebildet, die Thätigkeit des Cambiums ist erloschen. Das englumige Gewebe um die

Initiale ist stellenweise bis auf 6 Zellen reducirt. Die noch in Verholzung begriffenen Zellen zeigen noch zum grössten Theil dieselben Erscheinungen wie bei der Bildung des Frühjahrsholzes, erst die letzten gehen ganz allmählich in die Englumigkeit des Theilungsgewebes über.

28. September. Der Jahrring ist völlig ausgebildet, der äussere Ring der Holzzellen, die sogenannte Jahrringgrenze, scharf gegen das dünnwandige, englumige, unverholzte Gewebe abgesetzt. Die verholzten Zellen gehen ganz allmählich vom Typus des Frühlingsholzes in den des Herbstholzes über. Hier und da scheinen einige Zellen im letzten Herbstholz noch nicht so stark verdickt zu sein wie sonst, es mögen noch nachträgliche Ausgleichungen stattfinden. Von der Initiale gilt dasselbe, was schon oben über das Winterstadium gesagt ist, sie bleibt durch einige dünnwandige Zellen von der letzten Herbsttracheide geschieden.

Bei diesen Aufstellungen ist der Zuwachs des Phloems unberücksichtigt geblieben. Es ist einerseits bei der mangelnden Abgrenzung der in den einzelnen Jahren geschaffenen Zunahmen unter einander nicht gut möglich, dieselben von Monat zu Monat zu verfolgen; andererseits aber fällt der geringe Phloemzuwachs dem des Xylems gegenüber zu wenig ins Gewicht, als dass er nicht vernachlässigt werden könnte. Auch liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass die Absonderung neuer Zellen nach beiden Seiten nicht Hand in Hand mit einander vor sich ginge.

Bei den nun folgenden Betrachtungen über die zunehmende und abnehmende Intensität des Dickenwachsthums werden wir nur die Zelltheilungen im Cambium ins Auge fassen, da wir keine Möglichkeit sehen, die Leistungen der Pflanze in der weiteren Ausbildung der neugebildeten Zellen, also hauptsächlich Streckung, Membranverdickung und Verholzung, zu den Theilungsvorgängen in richtiger Weise zu addiren. Zudem geht die Ausbildung der neuen Zellen, abgesehen vom Anfang und Ende der Wachsthumsperiode, ziemlich stetig vor sich und steht sogar dann nicht still, wenn in den Zelltheilungen im Cambium eine Pause eintritt. Wir werden also im Folgenden nur die Zahlen ins Auge fassen, die wir für die Initiale gefunden haben, d. h. die Anzahl der Zellen, welche die Initiale bis zu dem betreffenden Termin xylemwärts abgegeben hatte.

Gestützt auf diese Zahlen, können wir eine Wachsthumscurve construiren, was besonders von dem *Picea*-Exemplare in Folge der grossen Zahlen sich als sehr lohnend erweist. Wir tragen als Abscissen gleiche Entfernungen ab, um die Anfänge von beispielsweise je einem halben Monat (oder auch einer Woche) zu markiren, während wir als Ordinaten Längen benutzen, die dem Zuwachs in den entsprechenden 14 (beziehungsweise 8) Tagen proportional sind. Die Maasszahlen für diese Ordinaten, ausgedrückt durch den halbmonatlichen Zuwachs für die beobachtete *Picea*, ergeben:

15. April	bis	1. Mai	4	(Zellen	gebildet).	
1. Mai	„	15. Mai	12	„	„	
15. Mai	„	1. Juni	18	„	„	
1. Juni	„	15. Juni	18	„	„	
15. Juni	„	1. Juli	13	„	„	⎫ hierzwischen
1. Juli	„	15. Juli	4	„	„	⎭ ein Nullpunkt.
15. Juli	„	1. Aug.	26	„	„	
1. Aug.	„	15. Aug.	20	„	„	
15. Aug.	„	1. Sept.	0	„	„	

Gesammtzuwachs 115 Zellen.

Wir hatten oben als Zahl für die Initiale am Schluss der Periode 120, wobei die Initiale selbst und 4 Zellen von der vorjährigen Periode eingeschlossen waren.

Diese Zahlen oder die daraus zu construirende Curve gestatten uns, die Zunahme und Abnahme der Wachsthumsintensität direct abzulesen.

Die Intensität des Wachsthums, von Mitte April mit 0 beginnend, nimmt zu, bis sie im Mai ein Maximum erreicht; von Mitte Juni fällt sie rapide und sinkt Anfang Juli bis auf 0 herab; um die Mitte des Juli erhebt sie sich wieder und erreicht schon Anfang August ein zweites Maximum, welches das erste übertrifft, um ebenso rasch wieder zu fallen und den Nullpunkt zu erreichen.

Die beiden beobachteten Bäume zeigten also viel Gemeinsames.

Die vorhandenen Unterschiede beruhen wohl zum grössten Theil auf der Verschiedenheit der diesen Exemplaren eigenen Wachsthumsintensitäten, die ihrerseits wieder hauptsächlich auf Standortsverhältnissen beruhen. Die untersuchte *Picea* begann dementsprechend ihre Periode etwas früher als das Exemplar *Pinus*, ebenso dehnte sie dieselbe länger aus. Dagegen ist gemeinsam der plötzliche Stillstand der Entwickelung im Juli, und das darauf von neuem einsetzende Wachsthum.

Diese Unterbrechung der Cambiumthätigkeit ist ein sehr auffälliges Factum.

Wir dürfen vorderhand nicht annehmen, dass sie die normale Entwickelung darstelle, besonders wenn wir bedenken, dass das Jahr 1888 in seinen Temperatur- und Niederschlagsverhältnissen sich bedeutend von dem entfernte, was sich aus langjährigen meteorologischen Beobachtungen als das Normale herausgestellt hat.

Tabelle 3 veranschaulicht die Durchschnittsbeträge der Lufttemperatur und der Niederschlagsmengen für Berlin, nebst den Abweichungen des Jahres 1888*). Die Wintermonate sind als belanglos fortgelassen.

---

*) Nach den Jahresberichten des Berliner Zweigvereins der Deutschen meteorologischen Gesellschaft 1889 u. 1890. Bearbeitet von G. Hellmann.

Tabelle 3.
Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse für Berlin, normal und 1888.

	Lufttemperatur C°		Niederschlagshöhe mm	
	normal.	Abweichungen 1888.	normal.	Abweichungen 1888.
März	3,5	— 3,1	42	+ 74,5
April	8,4	— 1,9	39	— 13,7
Mai	13,2	+ 0,3	51	— 33,8
Juni	17,5	— 0,1	69	— 42,3
Juli	19,0	— 2,3	74	+ 20
August	18,1	— 1,1	59	— 15,7
September	14,9	— 0,2	40	+ 3,7
Oktober	9,4	— 1,4	47	+ 40,7

Die Unterschiede in der Temperatur scheinen mir — abgesehen vom März, der kaum in Betracht kommt — nicht bedeutend genug, um daraus irgend welche Schlüsse zu ziehen. Dagegen machen sich in den Niederschlagsmengen ganz bedeutende Abweichungen vom Normalen geltend. Ganz besonders sind die Frühlingsmonate April, Mai und Juni zu kurz gekommen, und wenn es auch in ihnen ziemlich oft geregnet hat, so waren die einzelnen Regenfälle doch stets nur wenig ergiebig.

Hält man diese Verhältnisse mit den Resultaten unserer Betrachtungen über das Dickenwachsthum der beiden Exemplare von *Pinus* und *Picea* zusammen, so könnte man sich versucht fühlen, folgende Schlüsse zu ziehen:

1. Der geringe Regenfall der ausschlaggebenden Monate April bis September (mit alleiniger Ausnahme des Juli) hat auf das Gesammtergebniss des Dickenwachsthums einen ungünstigen Einfluss ausgeübt, und zwar betraf dieses das untersuchte *Pinus*-Exemplar mit seinem an und für sich schon schwachen Wachsthum mehr als die zur Vergleichung herangezogene *Picea*, welche unter günstigeren Bodenverhältnissen wuchs und daher weniger von äusseren Einflüssen abhängig war.

2. Der plötzliche Stillstand der Entwickelung im Juli dürfte als eine Nachwirkung des bedeutenden Regenmangels der vorhergehenden Monate aufzufassen sein. Dieser Stillstand dauerte bei dem *Picea*-Exemplar weniger lange als bei der beobachteten *Pinus*, weil die erstere unter günstigeren Lebensbedingungen wuchs.

3. Das grosse Plus (94 mm statt sonst 74) im Juli machte sich durch ein erneutes Wachsthum bemerkbar, welches bei *Picea*

früher begann und bedeutend — auch relativ bedeutend — intensiver wurde als bei *Pinus*. Der Grund für diese Verschiedenheit wäre derselbe wie der bei den beiden anderen Punkten angeführte.

Eine wie grosse Wahrscheinlichkeit auch diese Schlüsse haben mögen, so wird es doch noch weiterer Untersuchungen bedürfen, um sie zu bestätigen und zu vervollständigen. Man müsste zuerst einmal die Daten von einem Jahre haben, dessen meteorologische Verhältnisse den normalen nahekämen, um dann an der Hand von Beobachtungen mehrerer Jahre sichere Schlüsse ziehen zu können, in wie weit die Abnormitäten in Witterungserscheinungen mit den eventuellen Abnormitäten im Dickenwachsthum zusammenzubringen sind.

Indessen glaubte ich, bei dem Interesse, das diese Frage sowohl in theoretischer wie in praktischer Beziehung beanspruchen darf, trotz der Fragmentarität meiner Beobachtungen, dieselben dennoch als einen Beitrag zur Kenntniss der Wachsthumsvorgänge veröffentlichen zu sollen.

Vorliegende Arbeit wurde, nachdem im Sommer 1888 das dazu gehörige Material gesammelt worden war, in den folgenden Semestern im botanischen Institute der Universität Berlin angefertigt. Dem Leiter dieses Institutes, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Schwendener, ist es mir ein Bedürfniss, an dieser Stelle für die liebenswürdige Anregung zur Bearbeitung dieses Themas, sowie auch für die vielseitige wissenschaftliche Förderung, die ich von ihm erfahren habe, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Thesen.

1. Die Sachs-de Vries'sche Lehre von den Ursachen der Jahrringbildung ist nicht mehr aufrecht zu erhalten.
2. Das Sanio'sche Zelltheilungsgesetz gilt nur für einen Specialfall der Theilungsvorgänge im Cambium.
3. Die Function der Siebröhren als Reservestoffbehälter ist nicht erwiesen.

Vita.

Natus sum Karolus Mischke die undecimo mensis Januarii anni h. s. LXIII. in vico Droschkau prope oppidum Silesiae Grünberg. Fidei addictus sum evangelicae. Ab anno aetatis tertio Berolini versatus et in familia avi eruditus sum. Frequentavi primum scholam communalem XXXIV usque ad annum tertium decimum, deinde auctore rectore illius scholae Alexandro Staerk, viro benevolentissimo et optime de me merito, numero discipulorum gymnasii Leibniziani Berolinensis adscriptus sum, quod illo tempore auspiciis Dr. Ernesti Friedlaender instituebatur. Testimonium maturitatis adeptus die XXIII. mensis Martii anni h. s. LXXXII, mense Novembri illius anni in philosophicam facultatem Universitatis Litterariae Fridericae Guilelmae Berolinensis receptus initio mathematicis, postea rebus naturalibus, praecipue botanicae operam dedi.

Scholis interfui virorum illustrissimorum professorum et docentium: Ascherson, de Bezold, Dames, Dilthey, Dove, Engler, Fuchs, Glan, Heider, de Helmholtz, Hettner, A. W. de Hoffmann, Jessen, C. Klein, Korschelt, Kronecker, Kummer, Magnus, Netto, Paulsen, F. de Richthofen, F. E. Schulze, Schwendener, Tschirch, Volkens, Weierstrass, Westermaier, Zeller.

Semestria postrema ad studia in instituto botanico et investigationes in hoc opusculo descriptas adhibui, qua in re Simonis Schwendener doctrina atque usu fruebar.

Omnibus magistris meis gratias ago maximas semperque habebo.

Druck von Gebrüder Gotthelft in Cassel.